

ブナ天然林における低木種の生活史戦略

著者	菅野 洋
号	725
発行年	2002
URL	http://hdl.handle.net/10097/16224

氏 名(本籍)	菅 野 洋 ^{かん の ひろし}
学 位 の 種 類	博 士 (農 学)
学 位 記 番 号	農 博 第 7 2 5 号
学位授与年月日	平 成 14 年 12 月 12 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研 究 科 専 攻	東北大学大学院農学研究科資源生物科学専攻 (博士課程)
学位論文題目	ブナ天然林における低木種の生活史戦略
論文審査委員	(主 査) 教 授 清 和 研 二 (副 査) 教 授 國 分 牧 衛 教 授 谷 口 和 也

論文内容要旨

第1章 緒論

成熟した森林は、高木・低木・草本などの生活形の異なる多様な種によって構成されており、垂直方向に発達した階層構造を持つ。これまでの森林動態に関する研究では、林冠層を占める高木の動態が、下層の光環境を大きく変化させ高木の稚樹の更新を左右することによって、その後の森林の構造に大きく影響するものと考えられてきた。しかし、近年では、低木・ササ類などの下層植生の組成やそれぞれの優占度合いが高木の稚樹の成長を大きく制御していることが報告されてきている。特に常緑性のササ類は更新を大きく阻害するが、一方、同じ下層に生育する低木種は下層でササ類と競争関係にあるため、ササ類が林床一面を覆うのを防ぎ高木種の更新を促進している可能性も示唆されている。また、これら下層で生育する低木種・ササ類の動態もまた上層の高木の動態に大きく影響されると考えられる。したがって、森林の動態をより包括的な視点から捉えるためには、森林の動態をこれまでの2者間（林冠層を占める高木と下層に生育する高木の稚樹）の関係から、それに低木種を加えた3者間の相互作用として把握する必要があり、下層で生育する低木種などの生活史戦略を明らかにすることは重要である。

しかし、これまでの低木種の研究は森林の動態のある時間断面、特に閉鎖林冠下における個体群の構造の記載がほとんどで、個体群の動態や繁殖に関する知見はほとんどないのが現状である。森林では林冠木の動態によって下層の環境（特に光量）が時間的に大きく変化しているため、下層で生活史を完結させる低木種は開花から種子散布、発芽、実生の定着、稚樹の成長といった各ステージにおいて、その環境の変化に強く影響されるものと考えられる。

そこで本研究は、日本海型の発達したブナ天然林において、林冠木の動態との関連から下層に優占する4種の落葉性低木、オオカメノキ (*Viburnum furcatum*)、オオバクロモジ (*Lindera umbellata* var. *membranacea*)、タムシバ (*Magnolia salicifolia*)、ノリウツギ (*Hydrangea paniculata*) を対象に、それぞれの低木種の生活史戦略を明らかにすることを目的とした。

第2章 ブナ天然林に優占する低木4種における7年間の個体群動態

低木種にはその生活形に起因すると考えられる低木種に特異的な個体群の動態パラメーターや死亡要因があると考えられる。しかし、これまでは一時間断面における個体群構造についての研究がほとんどであり、明らかになっていない。そこで本研究は、宮城県の栗駒山のブナ天然林 (Fig. 1) に1haの固定調査区を設定し、胸高直径2 cm以上の幹について7年間隔で2度 (1989年と1996年) の調査を行い、加入率・死亡率・成長率といった動態パラメーターと死亡要因について解析することで、低木4種の個体群動態を明らかにすることを試みた。

1989年から7年後の1996年までの幹数の変化は4種いずれも±10%以内でわずか



Fig. 1. Study sites of the Japanese beech forest in Mt. Kurikoma.

Table 1. Changes in density and basal area of stems (DBH > 2cm) for four dominant shrub species and the other woody species in the study plot (1 ha) during the 7-year period from 1989 to 1996.

Species (Abbreviations)	Density (Number of stems, ha ⁻¹)			Basal area ($\times 10^2$ cm ² ha ⁻¹)		
	1989	1996	Relative change (%)	1989	1996	Relative change (%)
Dominant shrub species						
<i>Viburnum furcatum</i> (Vf)	633	697	10.1	30.8	41.2	33.8
<i>Lindera umbellata</i> var. <i>membranacea</i> (Lm)	171	157	-8.2	7.7	8.6	11.7
<i>Magnolia salicifolia</i> (Ms)	140	134	-4.3	10.0	12.0	20.6
<i>Hydrangea paniculata</i> (Hp)	62	65	4.8	7.2	9.1	26.5
Other woody species						
Understory stems ^a (Understory)	1923	2045	6.3	255.4	330.4	29.4
Overstory stems ^b (Overstory)	225	218	-3.1	3304.4	3363.9	1.8
Total	3154	3316	5.1	3615.4	3765.2	4.1

^a Understory stems (15 cm \geq DBH > 2 cm) included twenty-five tree, six shrub and two liana species (see Hara et al. 1991).

^b Overstory stems (DBH > 15 cm) included fifteen tree species (see Hara et al. 1991).

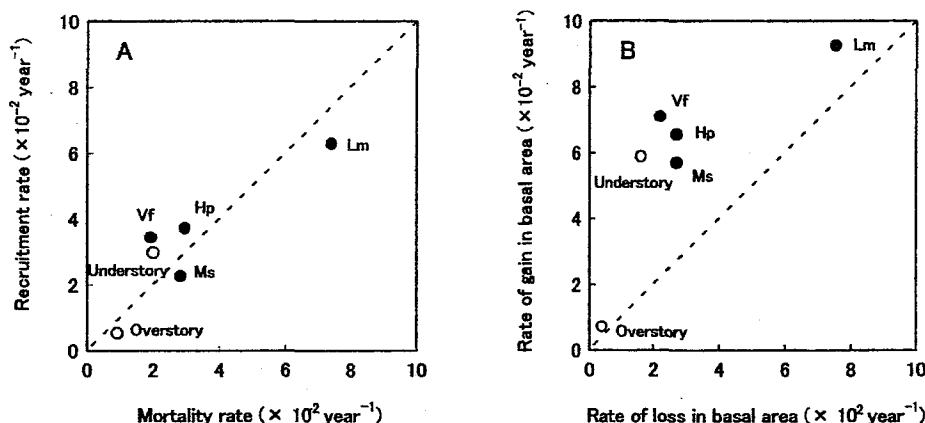


Fig. 2. Relationships between (A) recruitment and mortality rate and (B) rate of gain and loss of basal area for the four understory shrub species studied. Abbreviations of species names are given in Table 1.

Table 2. Causes of death in the four dominant shrub species. Numerals show the number of dead stems in the study plot (1-ha) during the 7-year period from 1989 to 1996. The proportions (%) are shown in parentheses.

Species	Causes of death				Total
	Standing dead	Stem breakage	Stem suppression	Stem decumbency	
<i>Viburnum furcatum</i>	54 (62.2)	5 (4.6)	10 (11.5)	18 (20.7)	87
<i>Lindera umbellata</i> var. <i>membranacea</i>	76 (85.4)	5 (5.6)	3 (3.4)	5 (5.6)	89
<i>Magnolia salicifolia</i>	24 (85.8)	2 (7.1)	2 (7.1)	0 (0.0)	28
<i>Hydrangea paniculata</i>	8 (61.5)	5 (38.5)	0 (0.0)	0 (0.0)	13

であったが (Table 1)、個体群のバイオマス量を表す指標の一つである胸高断面積合計は4種ともに大きく増加した (11.7–33.8%)。これは、死亡率と加入率がほぼ等しかったものの (Fig. 2)、死亡などによって個体群からバイオマスが失われる速度よりも成長や萌芽での加入による増加速度が大きかったためである。4種とも死亡要因で最も割合が高かったのは立ち枯れであったが、林冠木から落下した大枝による機械的な圧力で潰されたり、折られたりすることによる死亡も見られた (Table 2)。特にノリウツギでは幹折れが 38.5% を占めた。4種とも、生存幹、死亡幹と加入幹の3者は、集中して分布していた。これは、死亡には落下した枝などの機械的な要因による死亡が影響していることと、加入には萌芽による連続した更新が反映されたためである。

本章は、低木種が高い確率で生じる機械的な死亡要因に常にさらされているものの、栄養繁殖による連続的な幹の加入などの適応的な特性をもつことで森林の下層での生存を可能にしていることを示した。

第3章 ブナ林内に優占する低木4種の林冠構造に対応した

開花・結実の年変動パターン

樹木では、開花・結実を個体群レベルで同調させ、かつ種特有の年変動パターンを示すものが多いことが知られている。これは、至近的には個体内の資源の蓄積によってはじめて豊作が引き起こされるという資源適合仮説から説明されるが、実際には証明することが困難であった。なぜなら、高木種でこの仮説を説明しようとしても、繁殖個体の多くが光量が豊富な林冠層に達しており、それぞれの繁殖個体間で個体サイズや、光や温度などの環境の資源量も大きな差異がないためである。また温量・雨量などの気象要因の年変動幅はそれほど大きくないため資源量として見る場合、開花・結実の年変動パターンへの影響は認識できなかったためである。本研究では、低木4種において、個体ごとに環境の資源量として光量の多いギャップと乏しい閉鎖林冠下に生育するもの、また個体内に蓄積されている内的な資源量として個体のサイズを大・中・小に分けて、それぞれの開花・結実の年変動パターンを解析することにより、個体群レベルでの開花・結実の年変動パターンが個体サイズまたは環境のどちらにより大きく依存しているのかを明らかにしようとした。調査は、1haの固定調査区内の北東側0.5ha内で、6年間の期間にわたり調査を行った。4種それぞれの個体群を幹のサイズクラス (大・中・小) と林冠構造 (ギャップ・閉鎖林冠下) の違いにより6つに区分した後、開花量と開花幹数及び結実量と結実幹数の4変量の年変動パターンを解析した。

オオカメノキでは6つとも個体群全体の年変動パターンとほぼ同じパターンを示した (Fig. 3) もの、いずれの林冠構造でもサイズクラスが大きくなるにつれて変動係数は小さくなり (Fig. 4)、また大サイズの開花量と開花幹数の変動係数は閉鎖林冠下よりもギャップで小さくなり、大きな個体ほど、また光量が豊富な所ほど豊作年と凶作年との年較差

Viburnum furcatum

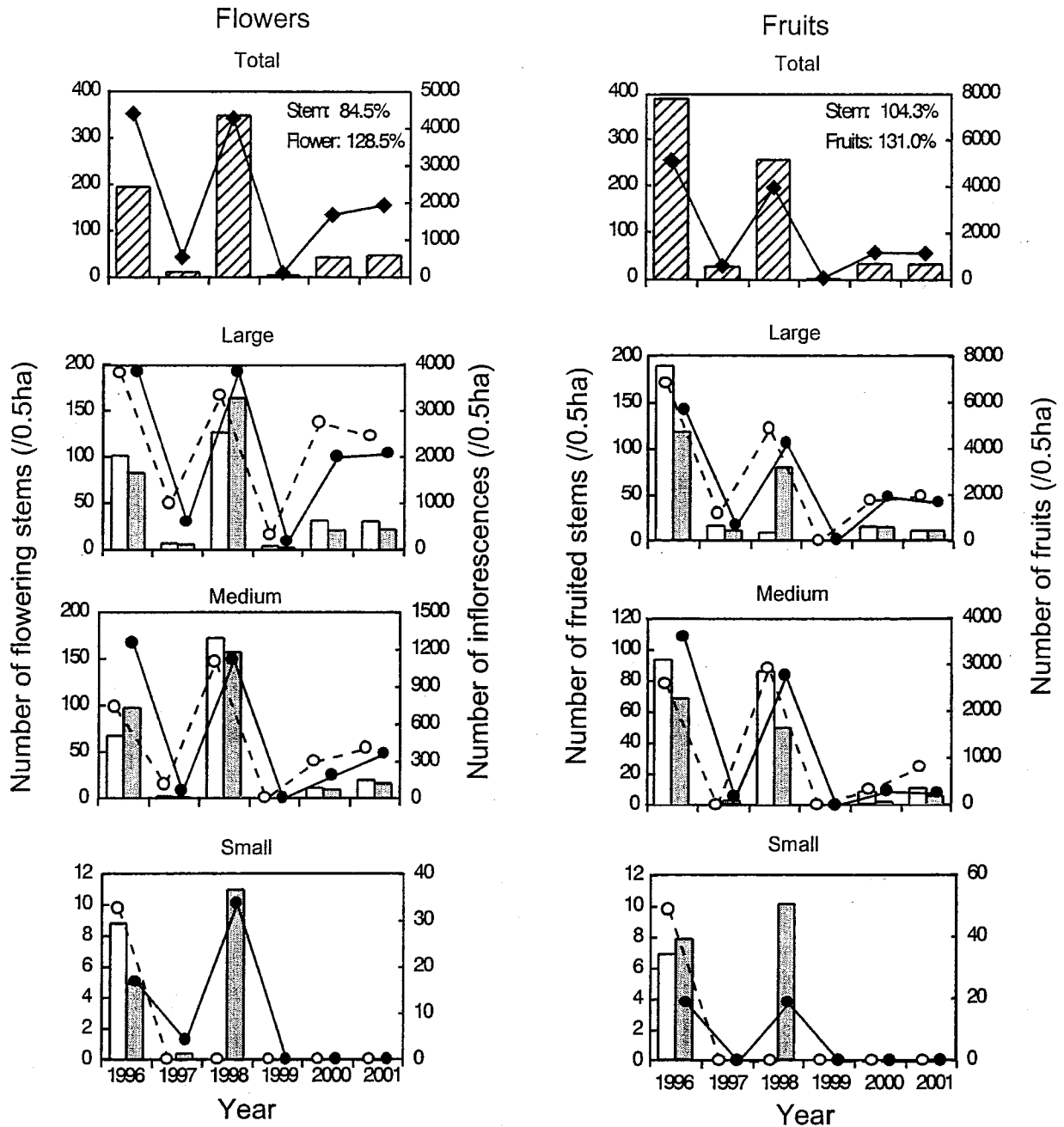


Fig. 3. Annual variation in the number of flowering stems, inflorescences, fruited stems and fruits in three stem size classes (large, medium and small) in two different canopy structure (gap, closed canopy) for *Viburnum furcatum* over six years at a 0.5 ha plot in the Japanese beech forest. The percentage in the top boxes shows the coefficients of variation (CV) of the number of flowering stems, flowers, fruited stems and fruits. Solid diamonds and hatched bars indicate the number of the flowering stems and the number of inflorescences (left columns), and the number of the fruited stems and the number of fruits (right columns), respectively. Open circles and solid circles indicate the number of flowering or fruited stems in gap and closed canopy, respectively. Open bars and solid bars indicate the number of inflorescences or fruits in gap and closed canopy, respectively.

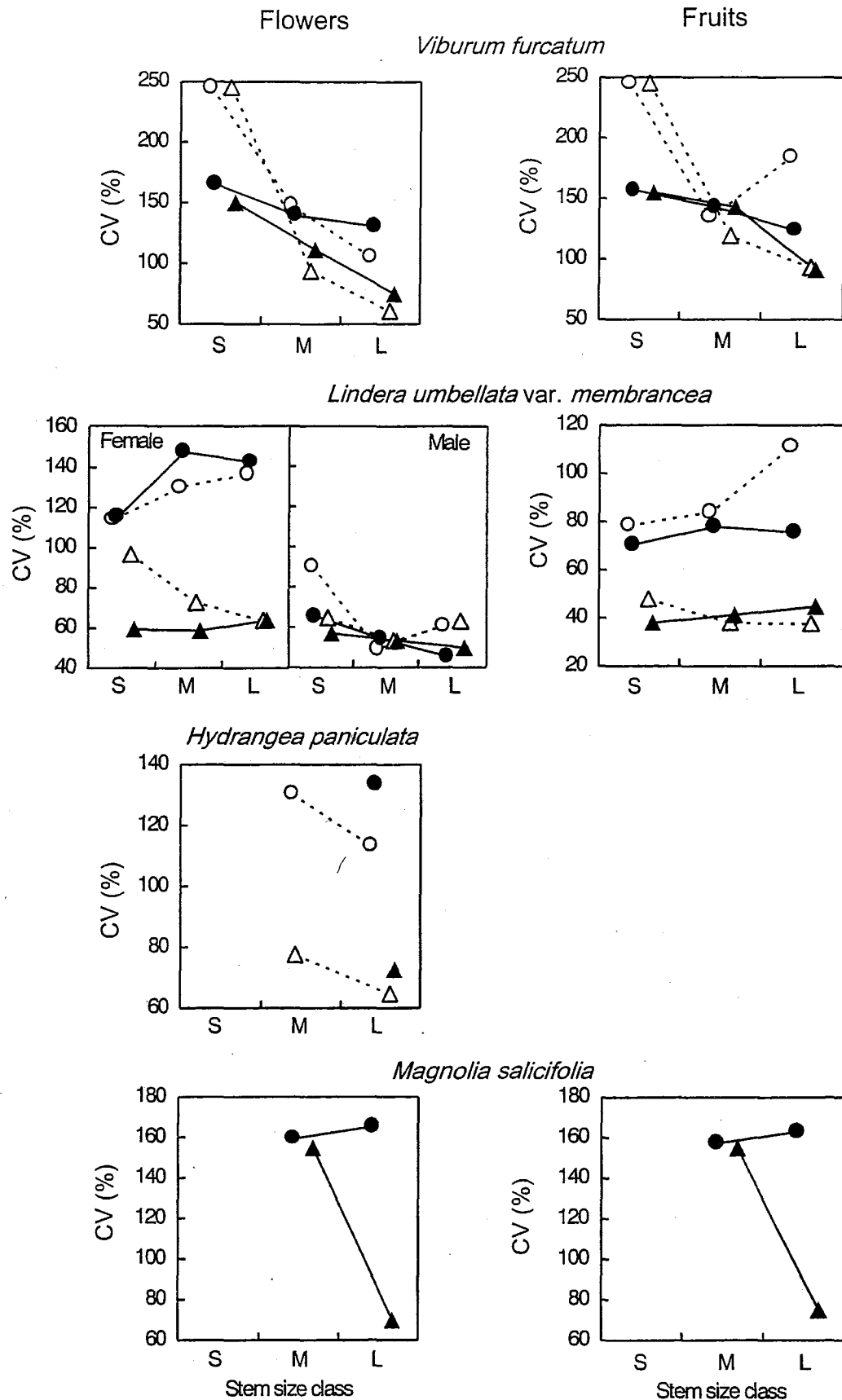


Fig. 4. Coefficient of variation (CV) of the number of flowering stems, flowers (inflorescences), fruited stems and fruits in three stem size classes in two different canopy structure (gap, closed canopy) for the four understory shrub species over six years at a 0.5 ha plot in the Japanese beech forest. Open circles and solid circles indicate the number of flowers (inflorescences) or fruits in gap and closed canopy, respectively. Open triangles and solid triangles indicate the number of flowering or fruited stems in gap and closed canopy, respectively. Size classes: S=small (height ≤ 1.5 m), M=medium (height > 1.5 m, DBH ≤ 2.0 cm), L=large (height > 1.5 m, DBH > 2.0 cm).

が小さくより毎年安定して開花・結実する傾向があることが示された。オオバクロモジでは、4 変量いずれを見ても、豊凶差は雌雄ともに明瞭であったが、林冠構造・サイズクラスによる変動係数の違いは見られなかった (Fig. 4)。これは、オオバクロモジ個体群の豊凶パターンに、光量や個体サイズは共に影響を及ぼしていないことを示している。ノリウツギの開花は、ギャップでは大・中サイズで、閉鎖林冠下では大サイズのみで見られた。開花量と開花幹数の変動係数はいずれも、ギャップでは大サイズの方が中サイズよりも小さく、また大サイズではギャップでより小さくなった (Fig. 4)。これらの結果は、ノリウツギはギャップで大きくなった幹が安定して開花していることを示している。タムシバでは、開花・結実はともに閉鎖林冠下でのみ見られ、ギャップによる光量増大は阻害要因と考えられた。開花量・結実量の変動係数は中サイズより大サイズの方が小さくなり (Fig. 4)、大個体の方が安定した開花・結実の年変動パターンを示した。

本章は、低木 4 種のうち、オオカメノキ・ノリウツギ・タムシバが個体サイズや光量にもとづく開花・結実の年変動パターンをもつことを示し、樹木において資源適合仮説が適合することを実測データからはじめて明らかにした。

第4章 森林の動態に対応したノリウツギの繁殖様式 (種子繁殖 vs. 栄養繁殖) の変化

植物の繁殖様式と環境条件との対応関係に関する研究は、ランドスケープ (景観) レベルや大陸レベルといった大きなスケールにおいて異なる環境条件下に成立した個体群間を比較することで行われてきた。本章では、樹木の 1 つの個体群において繁殖様式が光環境に対応しどの程度可塑的に変化するかを明らかにすることを試みる。低木 4 種の中で、最も森林の動態に依存した生活史を持つ種であると考えられるノリウツギを対象に、その開花、実生の定着、栄養繁殖、開花個体のサイズおよび樹齢について森林の発達段階の異なる 4 つの林分 (初期ギャップ相、後期ギャップ相、建設相、成熟相) ごとに調査を行った。さらに下層の環境条件 (光量、林床の基質) についても調査し、繁殖様式と環境条件との関係を解析した。さらには、それらを時系列に並べ替えることで森林の動態にともなう変化を解析した。本研究では、栄養繁殖の程度、すなわち 1 つのジェネットを構成する断片化した個体 (クローナルフラグメント) の数やその空間的な広がりを正確に把握するために、DNA フィンガープリント技術の一つである AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) 分析法を用いた。

光量は、初期ギャップ相・後期ギャップ相で最も高く、森林の発達段階が進むにつれて減少した (Fig. 5)。クローナルフラグメントのサイズ構造はどの段階でも L 字型の分布形を示したが (Fig. 6)、各段階の最大樹高は異なり、成熟相では 1.5m であったが、後期ギャップ相では樹高が最大 8m にも達する開花個体が見られた。実生は初期・後期ギャップ相ともに倒木や露出した鉾質土壌の上で 40 個体以上見られ、建設相 (3 個体)、成熟相

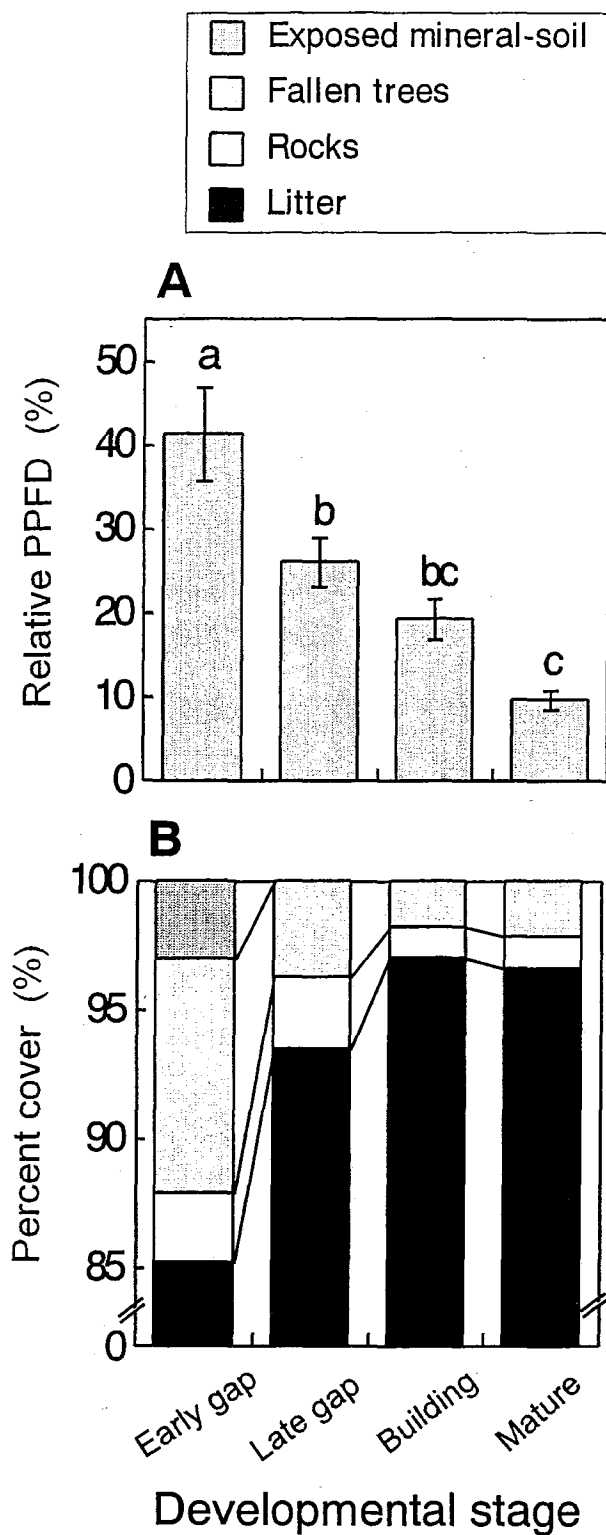


Fig. 5. A) Relative PPFD (mean \pm SE), and B) the percent cover of substrates (exposed mineral-soil, fallen tree, rock, and litter) in the four different developmental-stages. Note the scale break at 85% cover in (B).

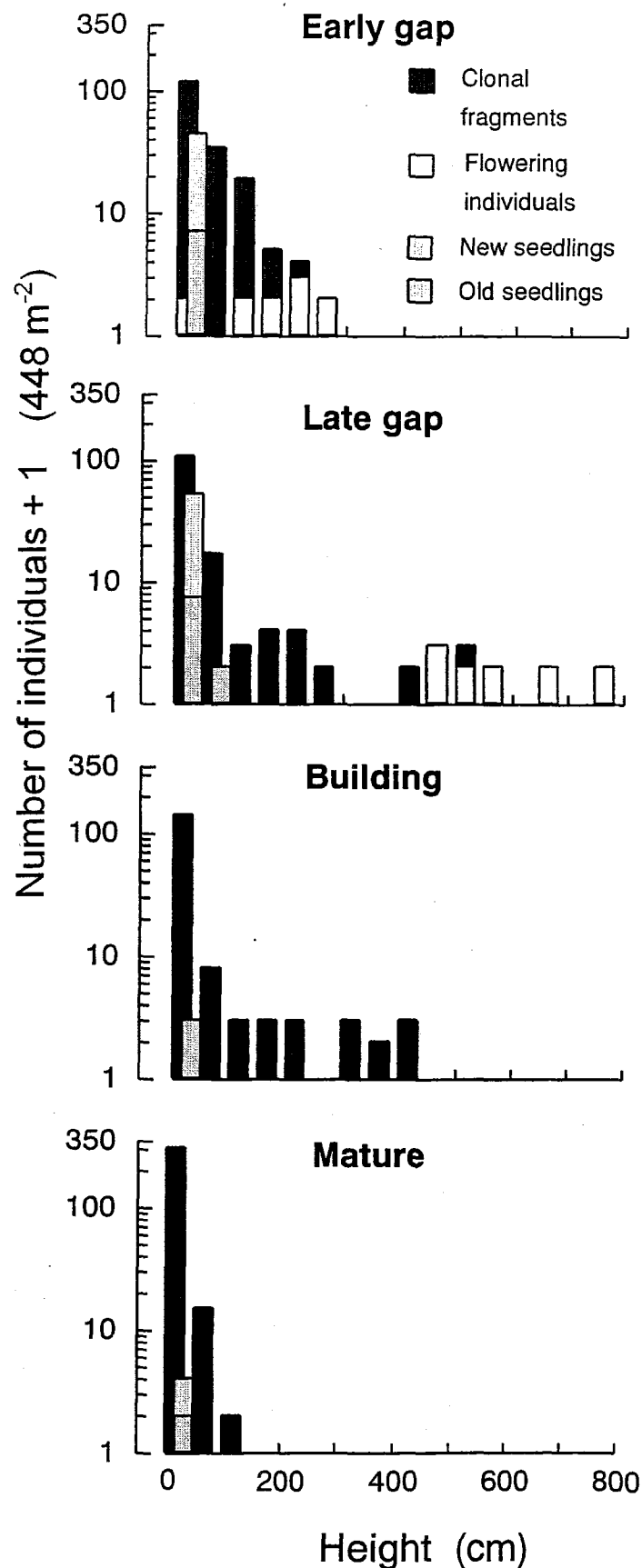


Fig. 6. Frequency distribution of height in plants of vegetative origin including flowering individuals and seedlings including new and old seedlings of *Hydrangea paniculata* in the four different developmental stages.

(4 個体) では少なかった (Fig. 7)。これは、ギャップの形成時の攪乱によってリター層が除かれ、同時に倒木や露出した鉱質土壌が林床に供給されたことで、実生の定着が強く促進された結果だと考えられる。クローナルフラグメントはいずれの各発達段階においても 95% がリター上に見られた (Fig. 7)。

AFLP 法により確認されたクローン数 (Fig. 8) は森林の発達段階で変化することはなかったが、クローンあたりの平均クローナルフラグメント数は大きく異なった、成熟相では 5 個以下のクローナルフラグメントで構成されているジェネットの割合が 52% と他の 3 つの発達段階に比べて (86% 以上) 低い値を示した (Fig. 9)。また、ジェネットあたりの最大クローナルフラグメント数は成熟相では 63 個と発達段階の中で最も多く、成熟相で栄養繁殖の頻度が高いことを示している。

本章では、ノリウツギの繁殖様式が種子繁殖と栄養繁殖の両方を示すことを見出し、さらにそれぞれの相対頻度が森林の動態にともなう下層の光量や林床の基質の変化に依存して変化することを明らかにした。低木種の繁殖様式は上層林冠木の動態に規定された環境条件に対して大きな可塑性を持つことを明らかにした。

第 5 章 森林の動態に対応したノリウツギの形態的・生理的特性の変化

第 4 章では、ノリウツギの繁殖様式と森林の発達段階との関係を詳細に調べた結果、ノリウツギ個体群の繁殖様式が森林の動態にともなう大きく変化することを明らかにした。本章ではさらにノリウツギについて、光資源の獲得様式 (葉の光合成速度、比葉面積: SLA、葉面積指数: LAI) と資源分配様式 (葉面積比: LAR、葉重量比: LWR、幹重量比: SWR、根重量比: RWR) が森林の動態にともなう光量の変化に対し、どの程度の可塑性をもつのかを明らかにすることを目的とした。

葉面積指数は、光量が豊富なギャップ相で最も高く、建設相、成熟相-1、成熟相-2 と光量の減少とともに順に減少した (Fig. 10)。これは、直達光だけでなく散乱光も豊富でそれらが様々な角度から入射するギャップ相では、光量が乏しくそのほとんどが個体の上部から射し込むといった成熟相に比べて、個体の垂直方向全体に葉を配置した深い樹冠形を形成することで光の獲得量を増加させていることを示す。また、個体の重量は森林の発達段階とともに減少し、幹重量比も建設相から順に減少した。ただし、いずれも成熟相-1 と成熟相-2 との間では変化は見られなかった。逆に、葉重量比はギャップ・建設相・成熟相-1 を通じてほとんど変化しなかったにも関わらず、大きな幹のある成熟相-1 から大きな幹が断片化して見られなくなる成熟相-2 にかけて 3 倍も増加した (Fig. 11)。これは、光量が制限された成熟相では、非同化器官重量を断片化によって急激に減少させることで、同化器官の相対的比率を高め、弱光下での炭素収支をプラスにして維持しようとしたものと考えられる。これは、閉鎖林冠下での長期間の生存を保証するものと考えられる。

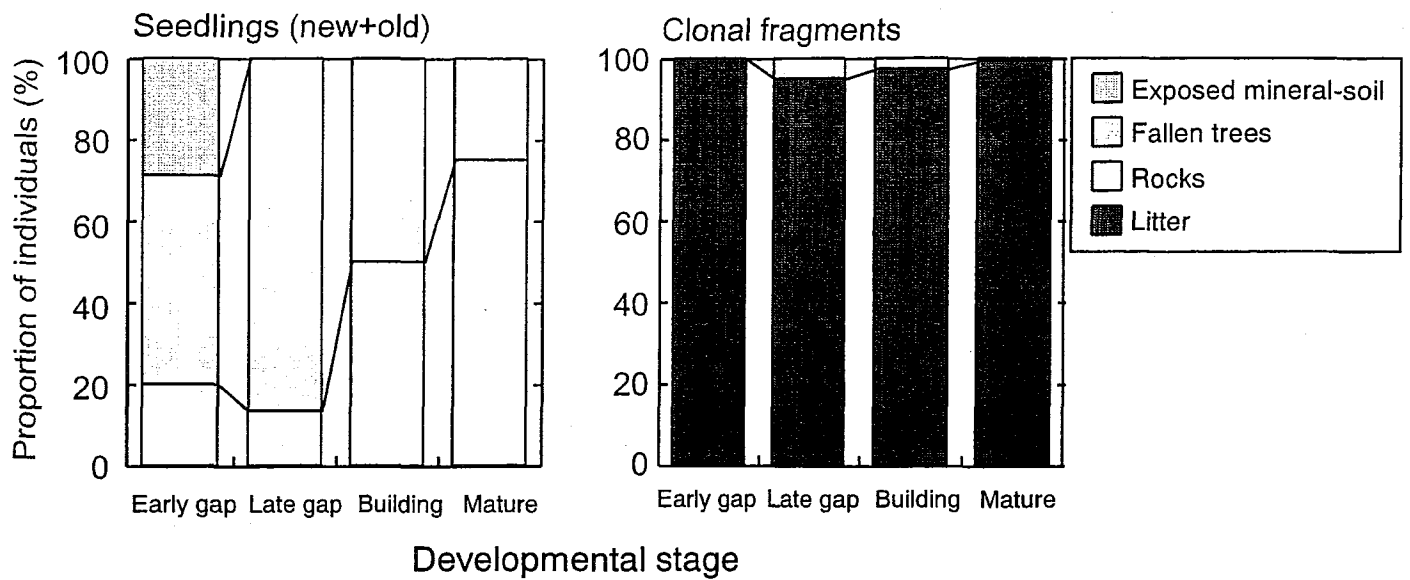


Fig. 7. Proportion of individuals of *Hydrangea paniculata* from clonal fragments and from seedlings in different substrates on the forest floor in the four different developmental stages.

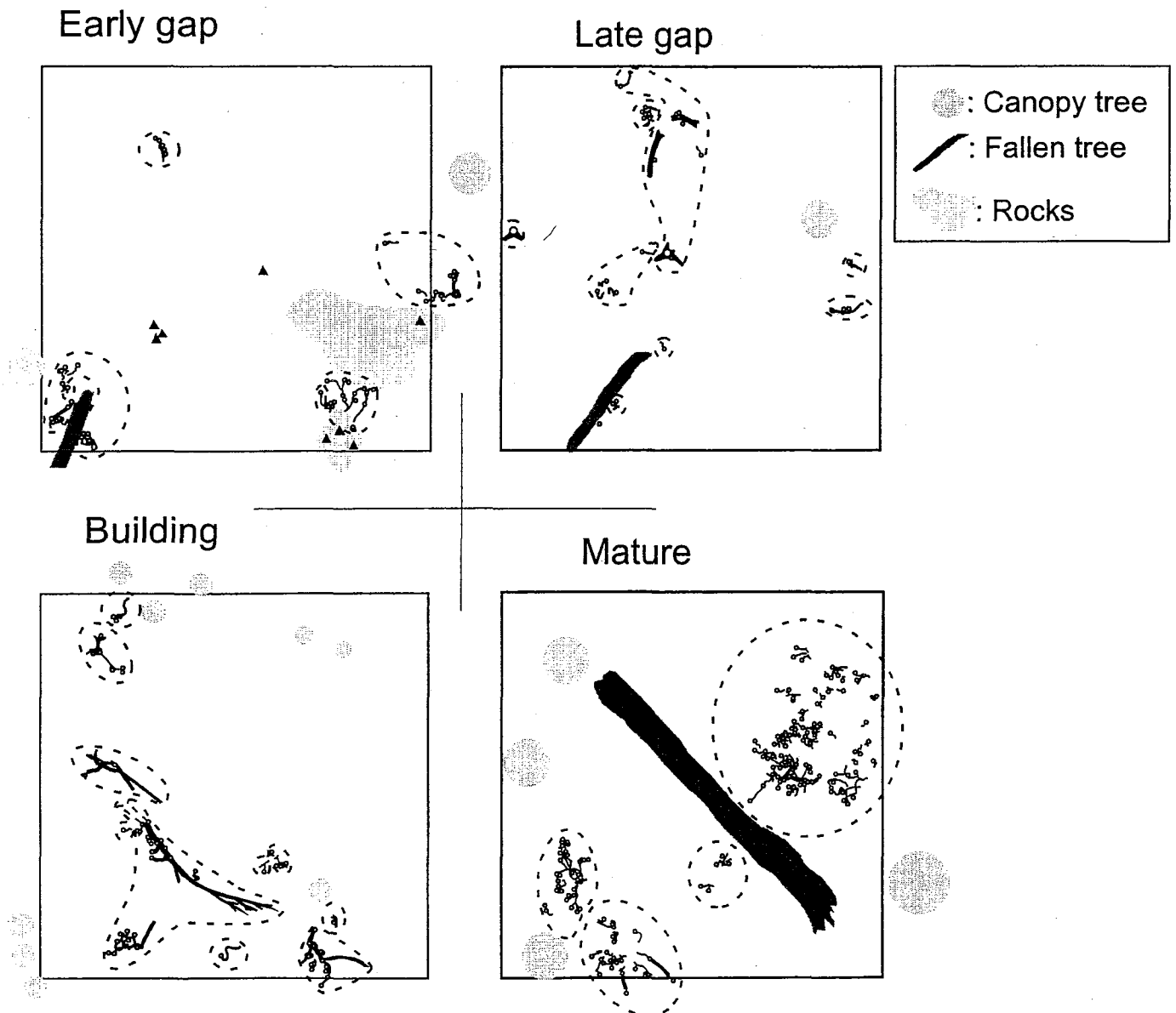


Fig. 8. Spatial distribution of clones (enclosed) of *Hydrangea paniculata* inferred from AFLP in the four different developmental stages. Open circles show the positions of the stems. Black triangles show the positions of the seedlings. Black lines indicate the horizontal view of the underground stems.

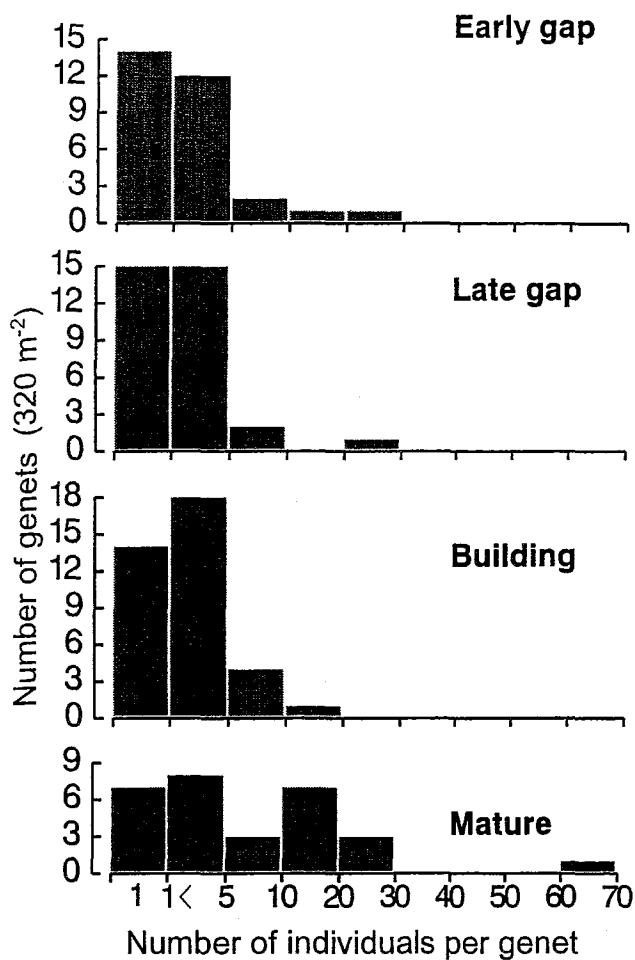


Fig. 9. Frequency distributions of genet size indicated by number of clonal fragments of *Hydrangea paniculata* in the four different developmental stages.

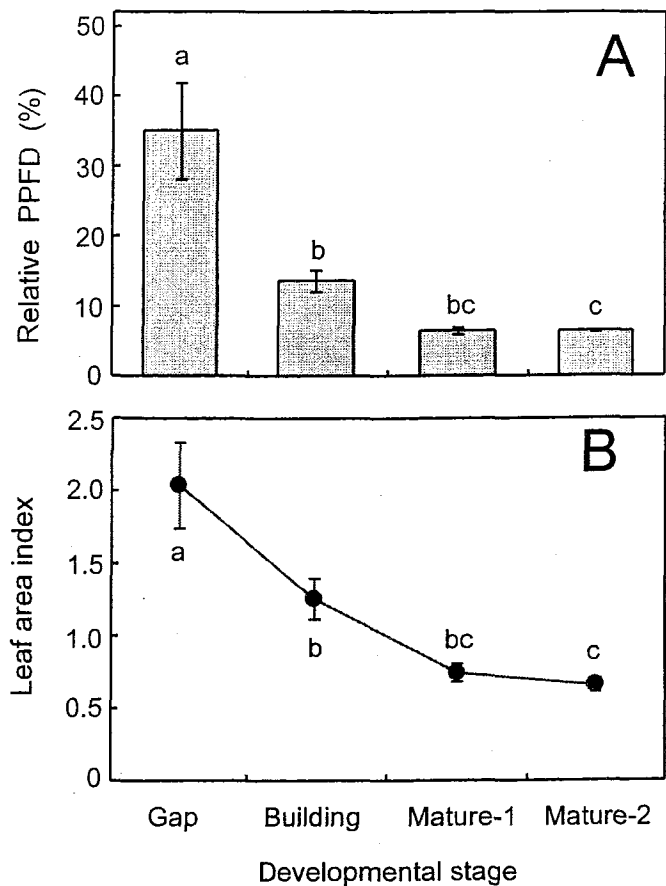


Fig. 10. A) Relative PPFD (%), mean \pm SE, and B) leaf area index (LAI, mean \pm SE) for *Hydrangea paniculata* in the four different developmental-stages. Letter code indicates groups that were significantly different (Turkey's test, $P < 0.05$, after one-way ANOVA).

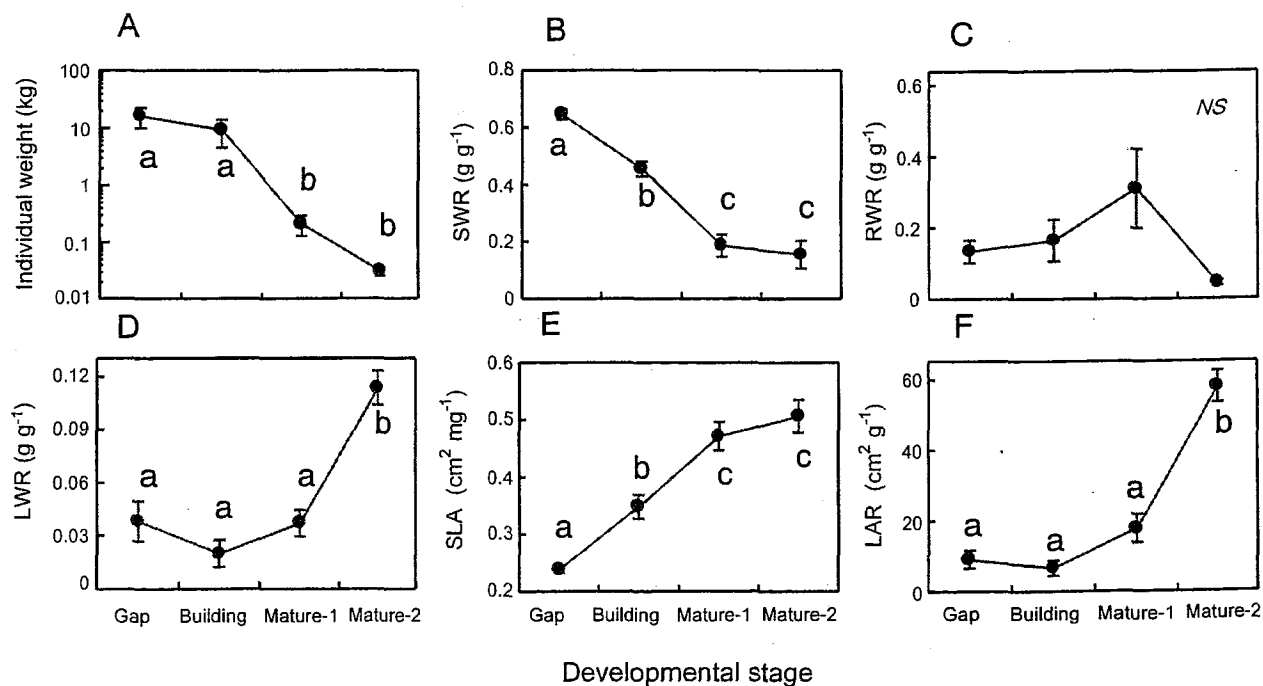


Fig. 11. A) Individual dry weight (kg), B) stem weight ratio (SWR, g g⁻¹), C) root weight ratio (RWR, g g⁻¹), D) leaf weight ratio (LWR, g g⁻¹), E) specific leaf area (SLA, cm² mg⁻¹) and F) leaf area ratio (LAR, cm² g⁻¹) of *Hydrangea paniculata* in the four different developmental-stages. Letter code indicates groups that were significantly different (Turkey's test, $P < 0.05$, after one-way ANOVA).

本章は、ギャップ形成以降の予測される光環境の時間的な変化に対し、ノリウツギが資源の獲得様式と分配様式に高い可塑性をもつことにより、弱光下において個体及び個体群を維持しようとしていることを明らかにした。

第6章 総合考察

本研究は、大面積 (1.0ha) 調査地における7年間にわたる低木4種 (オオカメノキ、オオバクロモジ、タムシバ、ノリウツギ) の個体群動態の調査により、萌芽による個体群の幹密度の維持や林冠木からの落下した大枝などによる機械的な死亡要因を明らかにし、高木種とは異なる動態パラメーターを持つことをはじめて示した。さらに、ブナ林の下層の環境を林冠木の動態にともなう長期的なスケールの中で捉えることにより、ノリウツギの繁殖様式 (種子繁殖と栄養繁殖) 及び資源獲得体制などの生活史特性の大きな可塑性を明らかにした。これらの低木種特有な生活史特性は、成熟個体に達しても最大樹高が低く、成長にともなう光環境の好転が望めない低木種の生活形に起因するものだと考えられた。また、低木種では性成熟個体が小さいこと、さらには低木種の生育する下層の環境がギャップ形成によって空間的に不均一であることを利用して、さらに個々の個体ごとに開花・結実の年変動を長期間観察することで、個体群全体の豊凶パターンが環境の資源量 (明るいギャップと暗い林冠下)・内的な資源量 (個体サイズ) それぞれにどの程度依存して変動しているのかを明らかにすることができた。これは、資源適合仮説を樹木個体群ではじめて実証した研究である。

本研究は又、個々の低木種のギャップ依存性にかかわらず低木種の幹密度が安定して維持されていることを示した。これは、低木種が同所的に下層に生育する常緑性のササ類と競争関係にあることを示唆している。今後、下層における低木種とササ類との競争関係についてさらに研究することによって、高木種の更新にどのような影響を与えるのかについても理解していく必要がある。

論文審査結果要旨

成熟した森林は、高木・低木・草本など異なる生活形をもつ多様な植物種によって構成され、垂直方向に発達した階層構造を持つ。近年、低木・ササ類などの中下層の植生によって、最下層に生育する高木稚樹の更新が強く制御されていることが明らかになっている。同様に下層の低木種の個体群動態もまた、上層の高木の動態に大きく影響されていると考えられる。このように階層間の相互作用が森林の動態に大きく関わっているものと考えられる。しかしながら、低木種に関しては、個体群動態に関する知見がほとんどないばかりか、その繁殖特性などの生活史特性に関する記載も高木種に比べ極めて少ない。そこで本研究は、日本海型の成熟したブナ天然林（宮城県の栗駒山）の下層に優占する4種の落葉性低木（オオカメノキ、オオバクロモジ、タムシバ、ノリウツギ）が、林冠木の動態に対してどのような生活史戦略をもつのかを明らかにすることを目的とした。

1. 1 haの固定調査区の7年間の調査から、低木4種は、高木種とは異なる個体群の動態パラメーター（加入率の高さ、サイズ非依存的な死亡）や死亡要因（大枝落下による死亡）を示すと共に、萌芽による加入や大枝による死亡を反映した空間分布構造を示すことを明らかにした。

2. 開花・結実量の6年間の調査から、低木4種いずれも個体群レベルで同調して開花・結実し、かつ種特有の年変動パターン（豊凶）を示すことを明らかにした。開花・結実量の年変動幅は大きな個体ほど小さく、また明るいギャップに生育する個体ほど小さかった。このように、豊凶にサイズ依存性、ギャップ依存性が見られると言う事実は、至近的には個体内の資源の蓄積によってはじめて豊作が引き起こされるという資源適合仮説を支持している。本研究は天然林構成種において実測データからはじめてこの仮説を明らかにしたものである。

3. ノリウツギでは、森林の動態にともなう下層の光量や林床の基質の変化に対応して、種子繁殖を優先させるステージと栄養繁殖を優先させるステージがあることを、掘り取り調査およびAFLP分析法により明らかにした。環境の変化に対する繁殖様式の大きな可塑性は、個体群の遺伝的多様性の維持にも寄与していることが強く示唆された。

4. ノリウツギはギャップ形成以降の光環境の時間的な変化に対し、光獲得体制（葉の光合成速度、比葉面積、葉面積指数、葉面積比）を可塑的に変化させることによって、ギャップでの種子繁殖や弱光下での個体の存続を保証していることを明らかにした。さらに100年以上と考えられる弱光下でのジェネットの維持には個体の断片化による葉重量比の飛躍的な増大が最も適応的な振る舞いであることを明らかにした。

以上のように、本研究は、長期大面積調査およびその代替法によって低木種の様々な生活史戦略を明らかにした。本研究は、低木的生活史特性の研究としてばかりでなく、今後、階層間の相互作用から森林動態を解明する上でも重要な研究と位置づけられると考えられる。よって、審査員一同は、本研究に博士（農学）の学位を授与するに値するものと認定した。